

## コケ植物類の孢子形態について(1)

著者	三井 邦男
雑誌名	日本歯科大学紀要. 一般教育系
巻	11
ページ	317-327
発行年	1982-03-25
URL	<a href="http://doi.org/10.14983/00000231">http://doi.org/10.14983/00000231</a>

# コケ植物類の胞子形態について (1)

新潟歯学部 三 井 邦 男

Kunio MITUI: Spore Morphology of Bryophyta (1)

(1981年12月25日 受 理)

## コケ植物類の孢子形態について (1)

コケ植物とシダ植物は陸上植物の中で、種子を形成せずに孢子で殖える点で共通している。他方、これらの2つの植物群は維管束の有無、生活環等で大きな相違を示している。シダ植物の体は孢子体に相当し  $2n$  世代である。一方、コケ植物の体は配偶体に相当し、 $n$  世代である。

進化学上、藻類からコケ植物のような体制ができ、さらにシダ植物の体制へ進化した道筋が定説となっている。しかし、一方ではシダ植物から退化進化してコケ植物が出現したという説もある。この両説に関する討議は内外で近年盛んに行われているが、まだ決め手となるような形質、化石の発見には到っていない。コケ植物や藻類が化石として残りにくいことも、決め手を欠く大きな要因となっている。しかし、化石の発掘だけに頼っていては、いつまでも藻類→シダ植物→コケ植物又は、藻類→コケ植物→シダ植物、又は他の道筋の解明は得られない。両植物群の系統関係を明らかにするためには、古生物学的研究と同様にシダ植物、コケ植物のもつ諸形質を詳細に比較検討することも重要である。特に孢子は植物体の中では比較的化石として残りやすいので、現生の両植物群の孢子形態、生理機能を詳細に追究することは、両植物群の進化過程を解明するための重要な手段である。

シダ植物とコケ植物の孢子はどちらも減数分裂の結果生ずる還元孢子 (meiospore) である。大きさも  $10\mu\text{m}$ ~ $100\mu\text{m}$  の範囲に入り、孢子壁は外膜 (exine) が最外層のものと、周皮 (perine) が最外層のものがある。しかし、孢子が形成される孢子囊の構造は両植物群では大きく異なっている。また、コケ植物は孢子囊内に孢子と遊離した弾糸を持つ点でもシダ植物と異なっている。

今回、コケ植物の孢子をシダ植物の孢子と比較検討するために、筆者がシダ植物の孢子研究で用いている方法でコケ植物4種の孢子形態を観察した。着目した形質は次の4点である。①. 孢子壁のブリーチ溶液に対する反応、②. GMA 包埋切片のギムザ染色液に対する反応、③. ①、②を用いての周皮の有無の確認、④. オーナメンテーションの比較。

## 材 料

1. ツノゴケ綱, ツノゴケ科, ナガサキツノゴケ (*Anthoceros punctatus* L.), 沖縄県石垣島, 三和, 1973. 4. 4.
  2. 苔綱, ジンガサゴケ科, ジンガサゴケ (*Roboulia hemisphaerica* (L.) Raddi), 兵庫県, 岡山市, 岡山理科大学 キャンパス内, 1973. 4. 28. ジャゴケ科, アズマゴケ (*Wiesnerella denudata* (Mitt.) Steph.), 高知県南国市ビジャモンの滝, 1962. 4. 28.
  3. 蘚綱, ヒョウタンゴケ科, ヒョウタンゴケ (*Funaria hygrometrica* Hedw.), 広島市東千田町, 広島大学 キャンパス内, 1967. 5. 20.
- 以上3綱に含まれる4種を用いた。

## 方 法

## 1. 走査電顕による観察

電顕試料台に木工用ボンドを塗り, 乾燥した胞子をその上に散布し, 金で蒸着した後, 15kV の加速電圧で観察した。

## 2. 切片の作成

乾燥した胞子を1%寒天に包埋し24時間放置した後3mm立方のブロックに切り, FAA液で一昼夜固定した。寒天ブロックを次の手順で脱水した: (50%アルコール)→(70%アルコール)→(85%アルコール)→(95%アルコール)→(100%アルコール)→(GMA 混合液1: 100%アルコール1)。各脱水剤には, 12時間ずつ浸透させた。寒天ブロックをGMA 混合液(グルコールメタクリレート95%, ポリエチレングリコール5%, 2-2アゾベンゾイル0.2%)でゼラチンカプセルに包埋し, 45°Cの恒温器内に24時間放置した後, 60°Cで3時間硬化させた。硬化したGMA包埋試料をガラスナイフで2μm~3μmの厚さに切断し, スライドガラスに貼りつけた。できた切片を次の手順で染色, 脱水, 封入した。

- ① 切片を水溶ギムザ液で1時間染色する。
- ② 水洗の後, (アセトン3: キシロール1)混合液, (アセトン1: キシロール1)混合液, (アセトン1: キシロール3)混合液に各15分間浸し脱水する。
- ③ キシロールに通してオイキットで封入する。

上記の方法で, 3種の胞子は直接に寒天に包埋し観察したが, ヒョウタンゴケの胞子は

胞子嚢に入ったまま包埋した。

### 3. ブリーチ液による反応

スライドガラス上に市販のブリーチ液の20%溶液を一滴取り、胞子を浸し良くかきまぜて、胞子壁の変化の様子を観察した。

### 4. 胞子の大きさの測定

スライドガラス上に99%アルコールを一滴取り、胞子とまぜて良く分散させる。アルコールが蒸発した後、オイキットで封入し胞子の大きさを測定した。各胞子とも胞子壁の全てを含めて測定し、各種、200個の胞子の大きさの平均をとった。測定した部位は各種類により異なるので、結果の項で各種毎に記載してある。

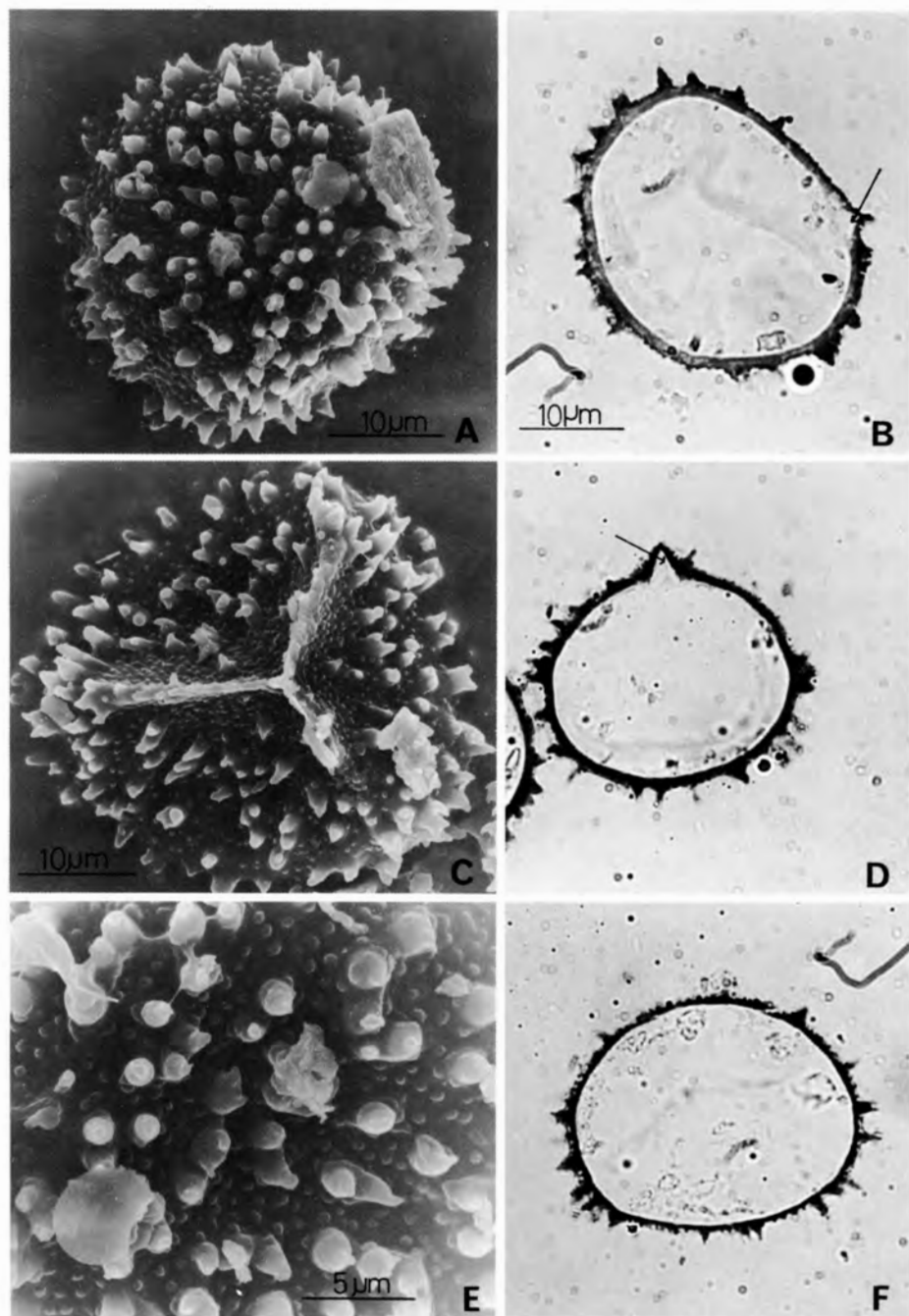
## 観 察 結 果

### ナガサキツノゴケ (*Anthoceros punctatus* L.)

黒褐色で四面体型、大きさは赤道部直径  $36.3\mu\text{m}$ 、極軸部直径  $32.9\mu\text{m}$  で、3本の条溝が明確に形成される。切片の観察では条溝部は胞子壁が表側にとび出たもので他の部分にくらべてわずかに薄くなっている (Plate 1-B, D)。遠心極面、向心極面ともに  $2\mu\text{m}\sim 5\mu\text{m}$  の高さの針状又は樹枝状突起でおおわれるが、向心極面ではその被度が多少低くなっている (Plate 1-C)。これらの突起の間に幅  $0.1\mu\text{m}$  ほどの微小突起が多数均一に形成されている (Plate 1-E)。切片の観察ではこれらの大小の突起部分と胞子壁の部分の間には離層は何もなく、ギムザ液でどちらも淡青色に染色される。また、ブリーチ液に強い抵抗性を示し、この液で胞子壁が溶解することはない。このことから、この種類の胞子壁はシダ植物の外膜 (exine) に相当する部分と考えられるので、この種では外膜が主にオーナメンテーションを形成することになる。外膜の形成する突起の表面に不規則な形態をし、ギムザ液に濃染する部分があるが、これはタペータム組織の残骸と思われる。

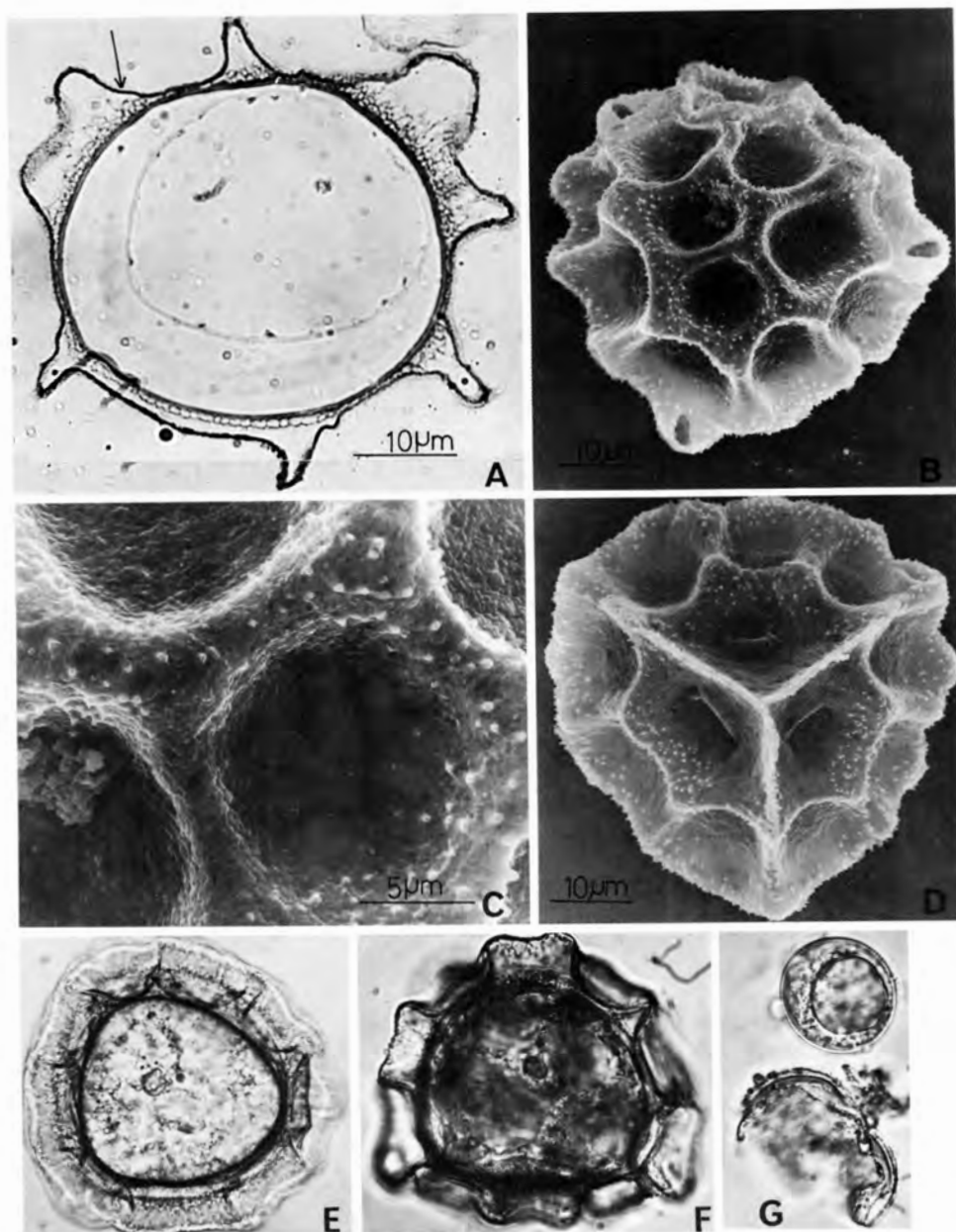
### ジンガサゴケ (*Roboulia hemisphaerica* (L.) Roddi)

胞子は黄色から黄褐色で、四面体型、遠心極面と向心極面の区別が容易で (Plate 2-B, D), 3本の条溝は等しい長さで、中心部から縁までの長さの  $2/3$  程度に達する。この条溝部は薄い膜状で走査電顕の写真でもまっすぐに立っていずに、横に折れまがり波打つものもある。オーナメンテーションは大網目型 (Lophate) でかなり規則正しい。切片による観察では (Plate 2-A), 胞子壁は大別して3層よりなり、外側の部分が顕著なオーナメンテーションを形成する。外層部の内側には細い繊維状物質がからみあっていて、これらを薄膜がおおっている (Plate 2-A 矢印)。薄膜と内部の繊維部には空所があり空所の大き



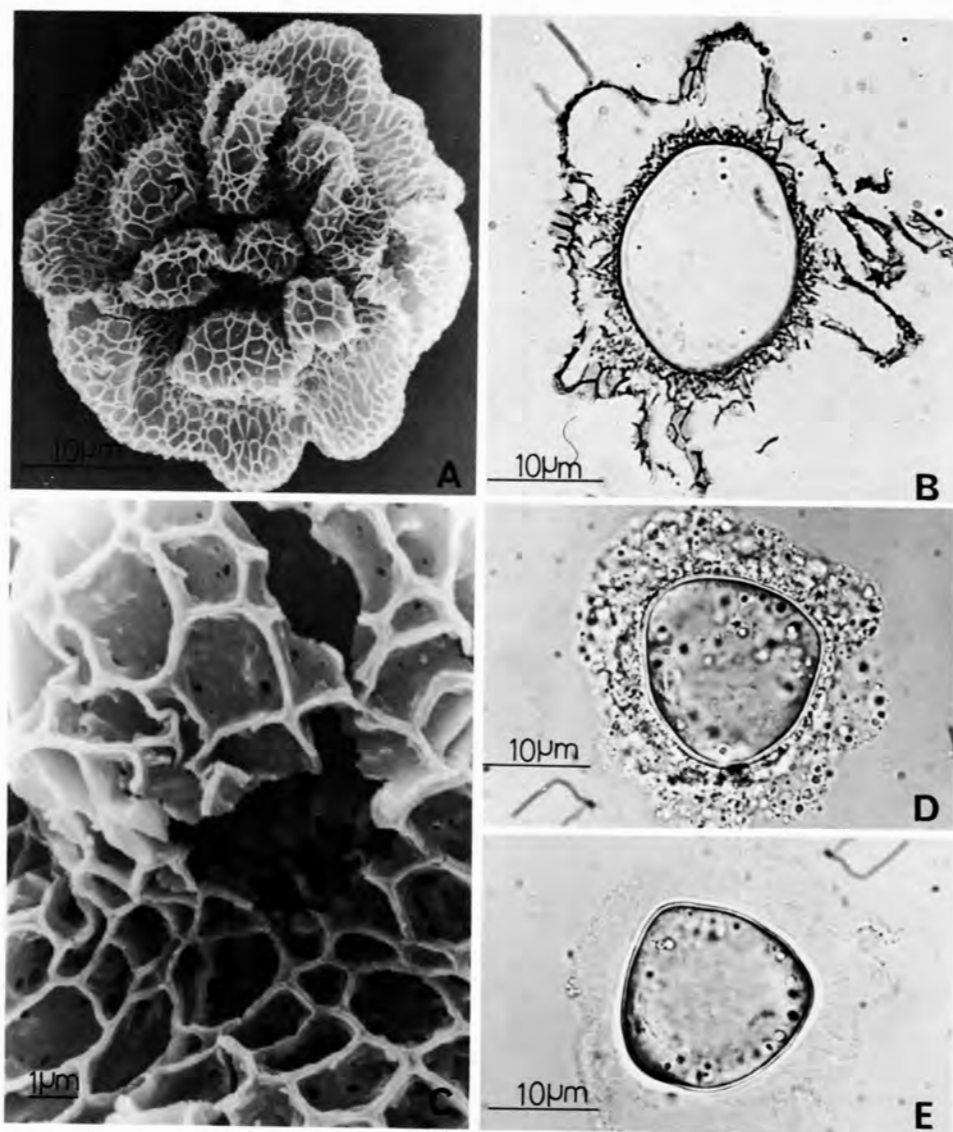
**Plate 1.** Spore morphology of *Anthoceros punctatus* L.  
 A. distal face B. D. E. Sections stained by Giemsa solution, arrows show the part of laesula. C. proximal face E. exine surface





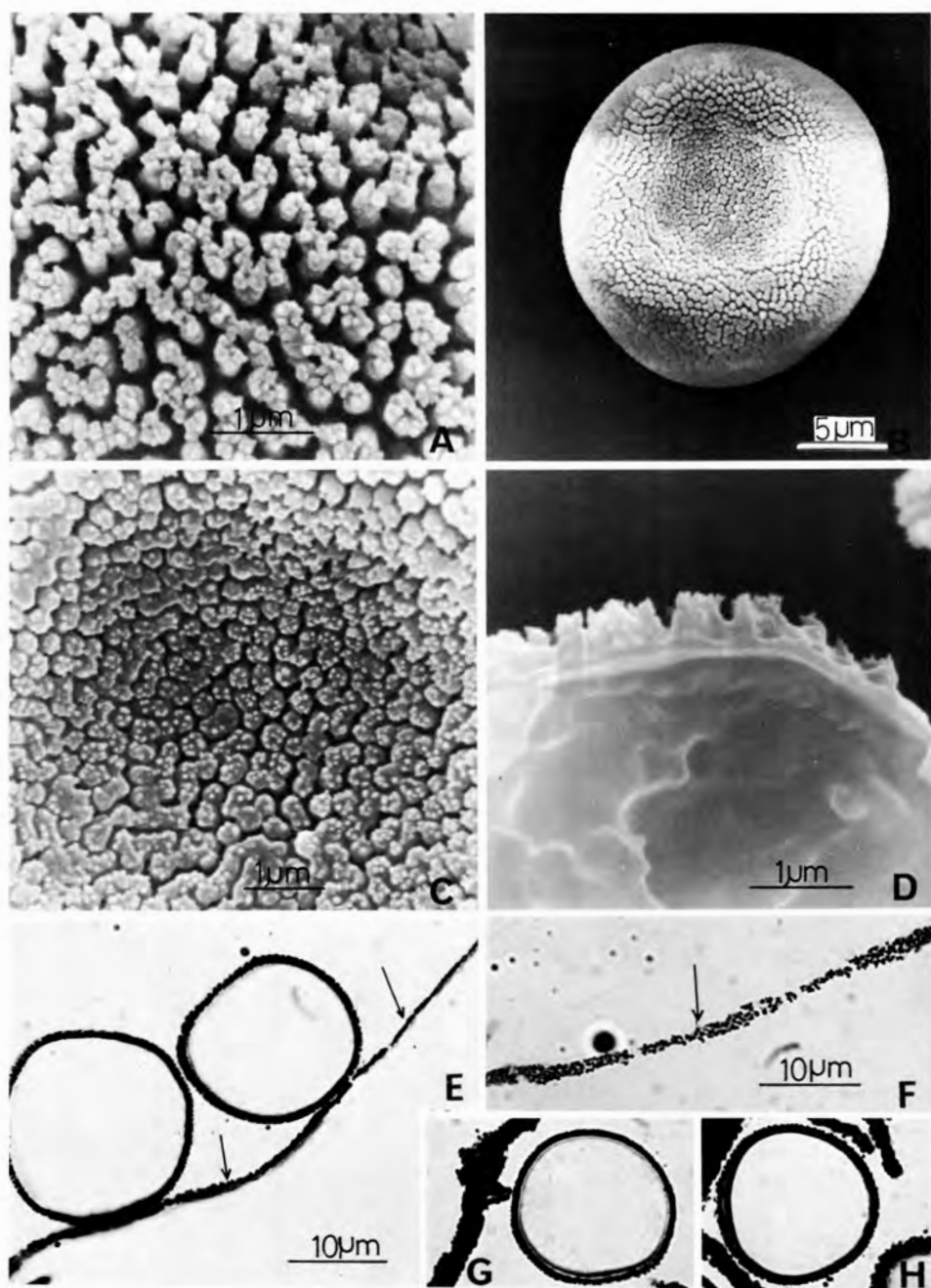
**Plate 2.** Spore morphology of *Roboulia hemisphaerica* (L.) Raddi (A-F) and *Funaria hygrometrica* Hedw. (G).

A. section of spore, arrow shows the outer part of perine. B. distal face. C. surface of outer perine. D. proximal face. E. a spore treated by bleaching solution. F. a fresh spore mounted in eukitt. G. a spore treated by bleaching solution, perine is separated from a spore.



**Plate 3.** Spore morphology of *Wiesnerella denudata* (Mitt) Steph.  
 A. SEM microphotograph of a spore    B. section of a spore.    C. surface of perine.    D.E. spores treated by bleaching solution, perine is dissolved by the treatment of bleaching solution.





**Plate 4.** Spore morphology of *Funaria hygrometrica* Hedw.

A.C. surface of perine. B. a globose spore D. SEM microphotograph of section of sporodermis. E.F.G.H. sections of spores and tapetum tissues, arrows show similar structure to perine on the surface of tapetum tissues.

い部分が大網目型のオーナメンテーションのうねの部分形成している。最外層の薄膜の部分はギムザ液で濃青色に染色されるが、繊維部は淡青色に染色される。この2層のギムザ溶液に対する反応と切片の様子はシダ植物の繊維状周皮と一致する。しかしシダ植物の周皮とは異なりブリーチ液で完全に除去することはできず、最外層の部分だけがわずかに除去されるようである (Plate 2-E, F)。最内層に薄く、ギムザ液に淡青色に染色される均一な層があり、条溝部の思われる部分では多少表側にとびでている。この層はシダ植物の外膜に相当する部分と思われる。結局、この種では2層の周皮と薄い外膜から孢子壁は構成される。大きさは、赤道部直径で  $63.8\mu\text{m}$  である。

アズマゴケ (*Wiesnerella denudata* (Mitt.) Steph.)

黄褐色を呈し孢子壁の層構造は先のジンガサゴケに似る。即ち最外層に薄膜がありその内側に繊維構造があり最内部に平滑な壁がある。外側の2層はギムザ液に淡青色に染色され、またブリーチ液により容易に除去される (Plate 3-D, E)。このことから、外側の2層は周皮に相当し、内側の平滑な部分が外膜と思われる。周皮を取り除いた孢子の形態は四面体型であるが (Plate 3-D, E)、条溝部ははっきりとしない。周皮は大きなコブ状のオーナメンテーションをつくり、さらに、その表面に網目模様がつくられる。切片像から判断する限りでは、網目状に縦横に走る繊維構造にこの網目を埋めるように膜状物質が形成されている。大きさは孢子の最長部の平均で  $48.9\mu\text{m}$  である。

ヒョウタンゴケ (*Funaria hygrometrica* Hedw.)

ほぼ球型で黄褐色を呈し、直径  $22.6\mu\text{m}$  である。孢子壁は2層 (Plate 4-E, G, H) よりなり、外層はほぼ等しい高さのいぼ状突起で構成されている。このいぼ状突起の頭部にはさらに微小な突起が数個みられる。いぼ状突起の高さは  $0.5\mu\text{m}$  前後で個々に独立しているものも、連結してうねを形成するものもある。突起の部分はギムザ液で濃青色に染色され、ブリーチ液で容易に除去される (Plate 2-G)。内層は平滑でギムザ液で淡青色に染色され、ブリーチ液には抵抗性をもつ。このことから、外側の突起から形成される層は周皮に相当し、内層が外膜と考えられる。条溝部ははっきりとしない。孢子囊ごと切断したとき、タペータム組織がまだ残っている場合がある。これらの組織の内側 (孢子に接する側) には常に、孢子壁の周皮と同様な突起が一面に観察される (Plate 4-E, F)。

考 察

周皮 (Perine): シダ植物の周皮はタペータム細胞からの分泌物質か、タペータム組織の崩壊後の物質の再構成によるもので、外膜表面をおおい、種特有なオーナメンテーショ

ンを形成する。そして、これらの周皮は GMA 包埋の切片でギムザ液に淡青色から濃青色に染まる。さらに、ブリーチ液で容易に除去されることが確かめられている。この試験法から判断すると、今回のヒョウタンゴケとアズマゴケはシダ植物の周皮に相当する部分が孢子壁にあるものと考えられる。アズマゴケと同じ目 (order) に属するジンガサゴケも切片像から判断する限りでは周皮と思われる構造をもっている。しかし、ブリーチ液に対して強い抵抗性を示すことから、他のものとは異なった物質より形成されているものと推測される。今回の観察では、周皮の形成過程は確かめられなかったが、ヒョウタンゴケの孢子囊の切片にみられるタペータム細胞壁の表面に孢子の周皮と類似した構造が観察されたことは興味あることである。孢子壁の表面にみられる構造物と類似したものがタペータム組織の細胞壁面や葯の内壁面にみられることは、高等植物で報告されている。そしてこれらの構造物にオービクルス (orbicules), ユービッシュ体 (ubish bodies) の名称が与えられている。近年 Lugardon (1981) は高等植物にみられるユービッシュ体はシダ植物の周皮にみられる球体や花粉壁の外膜を構成する支柱体 (tectum) と相同であると主張している。筆者も、テッポウユリ (*Lilium japonicum*) の花粉壁表面にみられる tectum と類似の構造物が葯の内壁表面に多数存在していることを確かめている。しかし、これらの構造物が直接に花粉の外膜に付着してこの種に特有な網目型のオーナメンテーションをつくるという報告は現在までにはない。ヒョウタンゴケの孢子の周皮とタペータム細胞の表面にみられる構造物の個体発生的な追究がされればコケ植物の周皮の形成過程を知る 1 つの手掛かりとなる。コケ植物の周皮に関する研究はシダ植物ほど多くはない。これは、適当な判定法がなかったことと孢子が比較的小型なためと思われる。近年透過型電子顕微鏡によるコケ孢子の研究が盛んにおこなわれるようになり、コケ孢子の周皮の形態もかなりわかってきている。これらの報告によると周皮の部分は電子密度が高くその電顕像はシダ孢子と類似している。今後、今回ここで述べた方法で多くの種類のコケ孢子の周皮の存在を調べ、周皮の有無、形態と分類群との関連性を追求し、さらに、シダ植物の周皮との相違点を明らかにする必要がある。

オーナメンテーション (ornamentation): 今回扱った 4 種のうち、3 種は主に周皮が孢子のオーナメンテーションを形成し、1 種、ナガサキツノゴケは外膜の部分が周皮をつくる。アズマゴケ、ジンガサゴケにみられる周皮のオーナメンテーションはシダ植物にもみられるが、これらのもつ周皮の複層構造はシダ植物のうちでも進化したと考えられている分類群にみられるものである。一方、ヒョウタンゴケにみられる精巧な周皮はシダ植物ではみられない。むしろ、種子植物の花粉の tectum の構造に似ている。ナガサキツノゴケは外膜が針状又は樹枝状突起を形成し、しかもこれらの間に微小突起が存在する 2 型のオ

ーナメンテーションである。この外膜の2型のオーナメンテーションはシダ孢子ではかなり外膜が厚くなる種類に限られている。

外膜 (exine): シダ孢子では周皮の発達するものは外膜が比較的薄くなる傾向がみられる。この傾向は今回の研究でもあらわれている。周皮をもつ3種の外膜の厚さは  $0.1\mu\text{m}$  以下である。一方、ナガサキツノゴケには周皮の発達はみられなかったが、外膜はよく発達している。外膜に関して、今回シダ孢子と異なる点は条溝部で外膜が相対的に薄くなる点である。シダ植物ではむしろ条溝部は外膜が隆起し内側の部分が裏打ちされたようになり他の部分と比較して厚くなっている。もしこの形質がコケ植物の共通の性質ならば、化石としてでてくる孢子がコケ植物のものかシダ植物のものであるかの判定の1形質となる。

今日扱った4種に限っていえば、コケ植物の孢子は貧弱な孢子体とは対照的に良く発達した孢子壁をもつことが明らかになった。コケ植物と生活環境が比較的似ている、シダ類のコケシノブ科 (Hymenophyllaceae) やカラクサシダ (*Pleurosoriopsis makinoi* Fomin) の孢子が非常に貧弱な孢子壁をもつのは好対照である。

今回の研究のために孢子を提供して載いた、岡山理科大学の三好教夫博士に深謝する。

### Summary

Spore morphologies of four species in Bryophyta are described with the aid of light and scanning electron microscopy. Closely resembled perine to that of fern spore was observed in spores of following species; *Roboulia hemisphaerica*, *Wiesnerella denudata* and *Funaria hygrometrica*. The outer perine of *Wiesnerella denudata* forms fine reticulated verrucose ornamentation. The inner perine of this species consists of fine fibrous substances. The spore of *Roboulia hemisphaerica* has outer thin membranous perine and inner fibrous perine, and outer perine forms lophate ornamentation. However, the perine of this species is not dissolved by bleaching solution. The perine of *Funaria hygrometrica* consists of numerous fine fruticose processes, and similar processes are observed on the surface of tapetum cells in a sporangium. The spore of *Anthoceros punctatus* has thick exine which forms spinate and microgranulate processes, and it does not have distinct perine on the surface of exine. As far as the present observation, the spores of Bryophyta have the well developed structure of sporoderma in spite of poor structures of sporophyte, and this phenomenon shows clear contrast to the poor sporoderma of such

species as Hymenophyllaceae and *Pleurosoriopsis makinoi* in ferns which grow in the similar habitats to that of several species in Bryophyta.

### 参 考 文 献

- 1) 広浜 徹: 蘚苔類の孢子形態の研究(V). 国立科学博物館研究報告, 植物, 4(3): 105—112, 1978.
- 2) Lugardon, B., Les globules des Filicinées, Homologues des corps d'ubisch des Spermaphytes. Pollen et Spores, **23**, 92-124 (1981)
- 3) Sorsa, P., Spore wall structure in Mniaceae and some adjacent bryophytes, in The evolutionary significance of the exine (edited by I.K. Ferguson and J. Muller). London, 211-229 (1976)
- 4) Sorsa, P and T. Koponen, Spore morphology of Mniaceae Mitt (Bryophyta) and its taxonomic significance. Ann. Bot. Fennici **10**, 187-200 (1973)